NOUVEAUX CRITERES POUR UN REDECOUPAGE PHYLOGENETIQUE DES COLLEMBOLES NEANURINAE (s. MASSOUD 1967)

Paul CASSAGNAU

(Université P. Sabatier, Laboratoire de Zoologie E.R.A. 490, Ecobiologie des Arthropodes èdaphiques, 118 route de Norbonne, Toulouse Cedex, France)

Depuis bientôt trente ans les tentatives faites par les auteurs pour definir les catégories taxonomiques supérieures (familles, sous-familles, tribus, genres) au sein des Collemboles Poduromorphes à pièces buccales modifiées ont fait appel successivement à un certain nombre de caractères morphologiques dont aucun ne s'est révélé très efficace.

Pendant quelque temps la structure des pièces buccales a paru utilisable (Massoud 1967), mais là encore elle apparaît beaucoup plus comme caractéristique des divers stades anagénétiques à l'intérieur des lignées que comme la marque d'une cladogénèse à l'origine de la divergence de celles-ci. On voit depuis peu se multiplier les exemples d'espèces affines pour la majorité des caractères, ne différant les unes des autres que par la réduction plus ou moins poussée de leurs pièces buccales (*Morulina, Anurida, Crossodonthina, Morulodes, Lathriopyga...*). L'exemple de *Lathriopyga longiseta* et *Lathriopyga primigenia* en Grèce est à cet égard le plus spectaculaire (Cassagnau et Peja 1979).

Nous avons donc entrepris, tout d'abord chez les Neanurinae au sens de Massoud 1967, la révision critique des caractères utilisables pour une approche phylogénétique de la systématique. Ils nous ont montré la plupart du temps des évolutions en séries continues, rendant relativement facile la caractérisation des formes spécialisées chez lesquelles se superposent un grand nombre de traits évolués, mais beaucoup plus difficiles à utiliser à leur naissance, dans les lignées primitives d'Asie en particulier.

Dans cet ensemble « Neanurien » il nous semble pour l'instant très imprudent d'établir des coupures autres que génériques. Celles-ci doivent être le résultat de la combinaison de plusieurs caractères préalablement testés sur l'ensemble du groupe, afin d'éliminer le plus possible les risques de convergence ou de parallélisme des caractères isolés.

Cependant l'absence de grandes coupures ne doit pas nous laisser croire que les Neanurinae sont, par la même, monophylétiques, mais dans l'ignorance oú nous sommes des nombreuses espèces qu'il reste encore à découvrir, il nous semble prématuré de concrétiser un éventuel polyphylétisme au niveau des tableaux dichotomiques.

GENERALITES

Nous avons particulièrement retenu ceux des caractères qui étaient d'observation facile, peu variables à l'intérieur des populations et stables sur des aires homogènes, et, dans la mesure du possible, déjà utilisés par la systématique, dans le but bien entendu de pouvoir intégrer au système les espèces préexistantes.

Aucun des caractères invoqués ne nous a montré de hiatus évolutif assez net pour pouvoir justifier la création d'unités taxinomiques supérieures autres que génériques. La séparation entre *Neanurinae* et *Pseudachorutinae* s'est avérée elle-même très artificielle, mais pour des raisons de commodités nous conserverons provisoirement cette coupure en deux ensembles articulés de part et d'autre du genre charnière *Paranura* que nous redéfinirons ultérieurement.

Si le sens de l'évolution des caractères est la plupart du temps évident, compte tenu de ce que nous apprend la phylogenèse générale des Collemboles, sa vitesse est loin d'être uniforme d'un caractère à l'autre et nombre d'espèces montrent ainsi une juxtaposition de caractères « primitifs » et de caractères très évolués (citons par exemple la persistance de pièces buccales broyeuses et d'une chétotaxie céphalique complète chez *Lathriopyga* à tuberculisation très évoluée, ou, à l'inverse, la réduction très poussée des pièces buccales et de la chétotaxie céphalique chez des *Propeanura* encore très proches du stade Paranurien).

Si la chétotaxie dorsale s'est révélée assez décevante en dehors de son utilisation pour souligner les coupures spécifiques, le morcellement du revêtement en « groupes de soies » bien individualisés, debouchant secondairement sur la formation de tubercules centrés le plus souvent sur la plus forte de ces soies, s'est avéré un bon critère de ségrégation de lots d'espèces affines. Il semble que l'association des soies en groupes ait apporté un élément de stabilisation des structures.

A ce sujet l'unité evolutive est plus le groupe de soies que le tubercule qui peut le porter. D'un point de vue pratique c'est aussi une notion moins subjective.

Chez beaucoup d'espèces primitives d'Asie ou d'Afrique, le morcellement en groupes de soies s'effectue de façon évidente alors que la

surélévation des tubercules correspondants ne se produit pas, ou se produit si timidement qu'il devient très aléatoire d'en saisir les contours. Il est à ce propos très difficile d'apprécier ce que les divers auteurs de diagnoses entendent par « présence-absence » d'un tubercule. L'expérience montre que dans les descriptions l'expression « absence d'un tubercule » recouvre en fait quatre types de réalité:

— Le tubercule ne s'est pas soulevé, mais les soies sont regroupées sur son emplacement.
— Le tubercule ne s'est pas soulevé et les soies ont effectivement disparu.
— Le tubercule ne s'est pas formé et les soies ont migré latéralement de façon centrifuge vers un autre groupe de soies.
— Le tubercule et les soies correspondantes ont migré et se sont soudés à un tubercule avoisinant.

Rien ne permet non plus d'affirmer qu'un tubercule a « disparu » (expression utilisée par de nombreux auteurs) ce qui tendrait à suggérer un sens de l'évolution inverse de celui qui est manifestement observé des *Paranura* aux plus moruliformes des Neanuriens.

A l'individualisation de ces groupes de soies, portés ou non par des tubercules, eux-mêmes réticulés ou non, se superpose un « pattern » chétotaxique secondaire résultant de la migration et de la fusion des groupes de soies ou des tubercules entre eux.

Ce phénomène peut être centripète (fusion des dorso-internes sur la ligne médiane par exemple) ou centrifuge (fusion symétrique progressive vers les marges latérales des tergites).

Dans la région abdominale la fusion des groupes de soies ou tubercules se produit suivant un gradient postéro-antérieur, l'abdomen VI étant le premier touché dans la presque totalité des espèces par cette fusion symétrique centrifuge, les trois premiers segments n'étant atteints que très rarement. Les segments thoraciques, beaucoup plus conservateurs, échappent à ce phénomène et ne nous ont pas fourni de caractères utilisables dans ce domaine. La bilobation du segment VI invoquée autrefois pour marquer la coupure entre *Pseudachorutinae* et *Neanurinae* (cf. les *Bilobidae* de Stach 1951) apparaît en fait comme le premier stade d'une tendance à la bipartition centrifuge remontante continue des segments abdominaux très fréquente chez les *Neanurinae* mais malheureusement pas essez stricte chez les formes primitives pour que l'on puisse baser sur elle seule l'isolement de cette sous-famille des autres Neanuridae.

Venant compléter la formation des tubercules au niveau des groupes de soies, apparaissent progressivement des réticulations sous-jacentes qui tendent à se généraliser dans les fins de lignées et à souligner les soudures éventuelles des tubercules. Mais la répartition de

ces réticulations ne nous permet pas d'en tirer argument pour scinder les Neanuriens en deux ensembles phylétiques tels que *Neanurinae* et *Lobellinae* (Yosii 1969, 1976). De trop nombreuses espèces n'entrent manifestament pas dans ce système pour que nous puissions le retenir ici.

LES PRINCIPAUX CARACTERES RETENUS ET LEUR EVOLUTION:

A) Caractères généraux

1 — *Pigmentation*:

a - Pigment hypodermique bleu sur tout le corps, parfois réduit à des mouchetures peu denses mais nettes.
b - Pigment bleu absent sur le corps. Cornéules seules pigmentées. Pigment jaune à rouge vif localisé dans le tissu adipeux. (Soluble dans l'alcool).
c - Pigment jaune à rouge vif seul présent. Cornéules sans pigment bleu.
d - Corps entièrement dépigmenté. Cornéules pigmentées de bleu.
e - Corps et cornéules entièrement dépigmentées.

2 — *Structures tégumentaires*:

a - Grain tégumentaire (grain secondaire) homogène sur tout le corps.
b - Grain épaissi par endroits, en gaufrages, non surélevé.
c - Surélévation de bosses au niveau de certains groupes de soies dorsales, en général centrées sur un macrochète.
d - Généralisation des bosses au niveau de tous les groupes de soies.
e - Apparition de réticulations sous-jacentes pouvant se combiner avec les bosses et se répercutant sur l'alignement des grains secondaires et des papilles.
f - Soudure secondaire des bosses et des réticulations entres elles.
g - Etirement des bosses en digitations prononcées.

B) Structures céphaliques

3 — *Nombre de cornéules*:

a - 5 + 5 ou 4 + 4 cornéules.
b - 3 + 3 cornéules, 2 antérieures et 1 postérieure de chaque côté.
c - 2 + 2 cornéules.
d - 1 + 1 cornéules.

e - 2 + 2 ou 1 + 1 cornéules vestigiales, de diamètre réduit (subégal à la largeur du grain tégumentaire).
f - Anophtalmie totale.

4 — *Structure de la mandibule*:

a - Large et puissante à 6 - 7 dents épaisses, parfois portant un processus latéral frangé.
b - Etirée et portant 6 à 7 dents dont la proximale bien développée.
c - Très étirée et pectiniforme, à 12 - 20 dents fines.
d - Elargie et longuement frangée.
e - Réduite à 3 dents accompagnées parfois de denticulations apicales très fines.
f - Réduite à deux dents courtes.

5 — *Structure du capitulum maxillaire*:

a - Griffe flanquée de 1 à plusieurs lamelles frangées.
b - Griffe réduite ou nulle, 1 ou plusieurs lamelles allongées et pectinées.
c - Deux à trois lamelles étroites, parfois denticulées à l'apex.
d - Capitulum réduit à une aiguille fine.

6 — *Chétotaxie céphalique interoculaire*:

a - Chétotaxie complète (nomenclature de da Gama): A, B, C, D, E, F, G, O.
b - Disparition de O.
c - Paurochaetose progressive par disparition de certaines soies (F et G semblent constantes).
d - Apparition de soies surnuméraires en relation avec une plurichaetose généralisée.

C) Tuberculisation de la tête

7 — *Tubercules centraux de la région dorsale céphalique*:

Nous adopterons la terminologie de Yosii (1956) pour le disque céphalique antérieur (tubercules clypéal, antennaires, frontal, oculaires, suboculaires) et la terminologie générale du corps pour la rangée postérieure (dorso-interne, dorso-externe, dorso-latéral, latéral). [fig. 1 A].

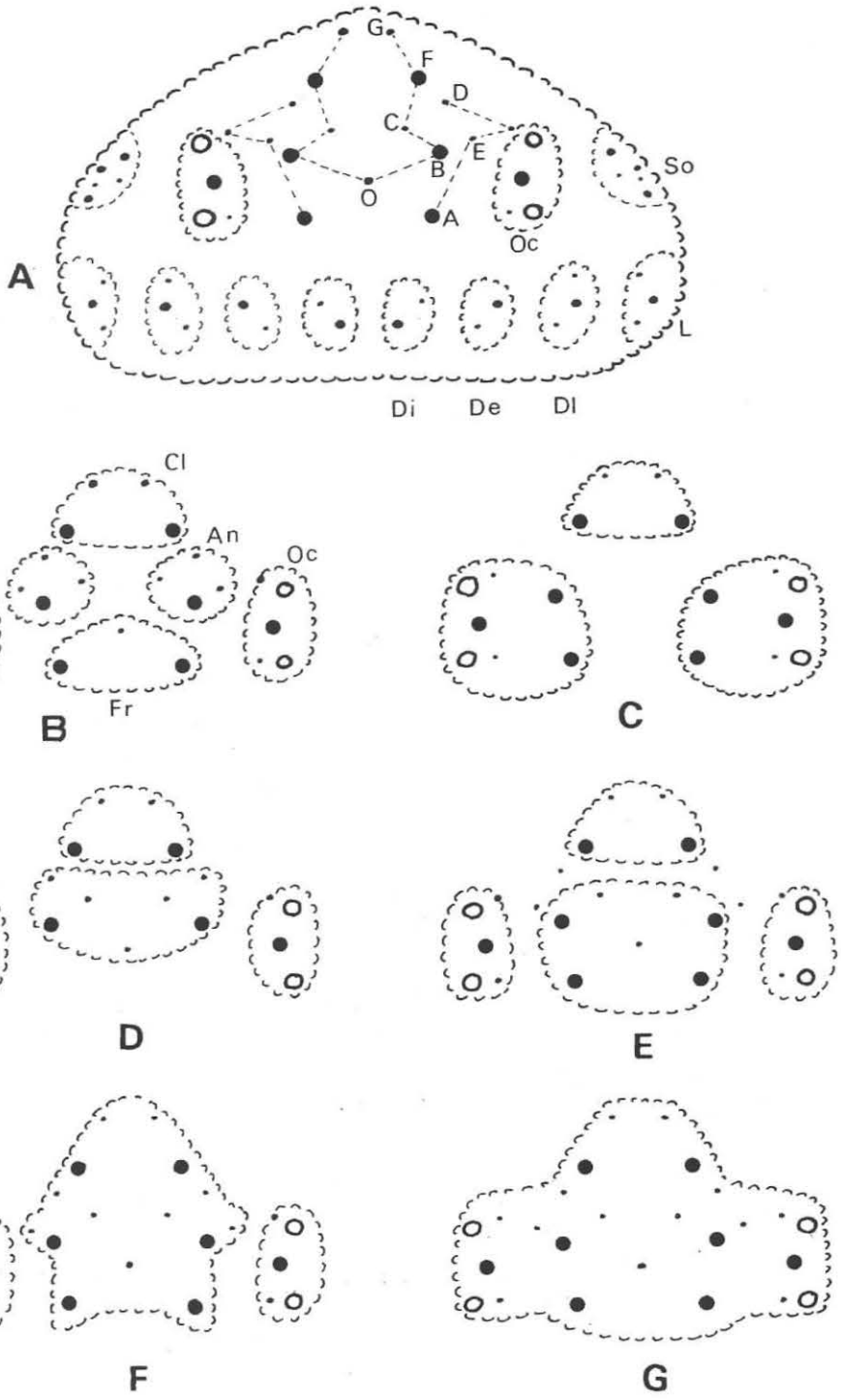
a - Pas de tubercules individualisés sur la tête.
b - Seuls les tubercules oculaires sont nets.
c - Tubercules interoculaires incomplètement différenciés malgré la présence des soies correspondantes.

d - Entre les deux oculaires, 1 clypéal (F, G), 2 antennaires indépendants (B, C,D, E), 1 frontal (A, 0). [fig. 1 B]
e - 2 oculaires, 1 clypéal, 1 antennaire impair unique par soudure des 2 antennaires pairs sur le ligne mediane, 1 frontal.
f - Même formule que précedemment, mais disparition du frontal.
g - 2 oculaires réunis chacun à 1 antennaire, 1 clypéal. Pas de frontal. [fig. 1 C]
h - 2 oculaires, 1 clypéal, 1 antenno-frontal, par soudure des 2 antennaires et du frontal. [fig. 1 D et E]
i - 2 oculaires séparés par une plaque réticulée clypéo-antenno-frontale. [fig. 1 F]
j - Une seule plaque réticulée soudant oculaires, clypéal et antenno-frontal. [fig. 1 G]

8 — *Tubercules céphaliques postérieurs et latéraux*:

a - Groupes de soies correspondants non surélevés par des tubercules, mais déjà identifiables.
b - Di, De, Dl et L indépendants et séparés du suboculaire.
c - Di soudés entre eux sur la ligne médiane.
d - Disoudés à De de part et d'autre de l'axe du corps.
e - Di regressé.
f - Dl soudé à L.
g - Dl et l soudés au suboculaire en une seule masse latérale.
h - Di soudés à De, les deux masses symétriques ainsi formées, soudées elles-mêmes sur la ligne médiane.

FIG. 1
Quelques exemples des modalités de tuberculisation de la région centrale céphalique chez les Neanurinae: A, schéma d'ensemble théorique d'un stade primitif; la zone centrale ne présente pas de tubercules différenciés; on y a porté la chétotaxie maximale observable et la nomenclature des soies de da Gama B, stucture des tubercules interoculaires de *Vitronura*. C, structure des tubercules interoculaires d'*Ectonura*. D, structure des tubercules interoculaires de *Bilobella*. E, structure des tubercules interoculaires de *Neanura* (s.g. *Neanura*). F, structure des tubercules interoculaires de *Neanura* (s.g. *Deutonura* groupe *conjuncta*). G, structure des tubercules interoculaires de *Lathriopyga*.


A
G
F
D
C
E
B
O
A
So
Oc
L
Di
De
Dl
Cl
An
Oc
Fr
B
C
D
E
F
G

D) Tubercules ou groupes de soies dorsaux sur les segments abdominaux

La nomenclature s'applique aux groupes de soies, que celles-ci soient ou non portées par un tubercule au sens strict du terme.

9 — *Segments abdominaux I à III*:
- a - Di, De, Dl, L séparés de chaque côte = 4 + 4 T ou G. S.
- b - Di soudés entre eux sur la ligne médiane = 3 + 1 central + 3.
- c - De soudés à Dl de chaque côte = 3 + 3.

10 — *Segment abdominal IV*: [fig. 2 a à f]
- a - Di, De, Dl et L indépendants de chaque côté = 4 + 4 T ou G. S.
- b - Di soudés entre eux sur la ligne médiane = 3 +-1 central + 3.
- c - De soudé à Dl de chaque côté = 3 + 3.
- d - Di soudés entre eux sur la ligne médiane et De soudé à Dl = 2 + 1 central + 2.
- e - Di soudés entre eux sur la ligne médiane, De, Dl et L soudés de chaque côté = 1 + 1 central + 1.
- f - Allongement du tergite, nettement plus long que Abd. III ou V. De migre à l'angle postéro-externe du segment et devient postérieur par rapport à Dl et L qui s'allignent longitudinalement.
- g - L'allongement d'Abd. IV suivant le processus précédent ne se fait que sur les zones latérales, le tergite prenant une forme de croissant coiffant Abd. V.
- h - Subsegmentation nette des zones latérales séparant un lobe « latéral » antérieur d'un lobe « dorso-externe + dorso-latéral » postérieur.

11 — *Segment abdominal V*: [fig 2 g à m]
- a - Di, De (soie sensorielle), indépendants, Dl soudé à L = 3 + 3 T ou G. S.
- b - De se soude à l'ensemble Dl + L = 2 + 2.

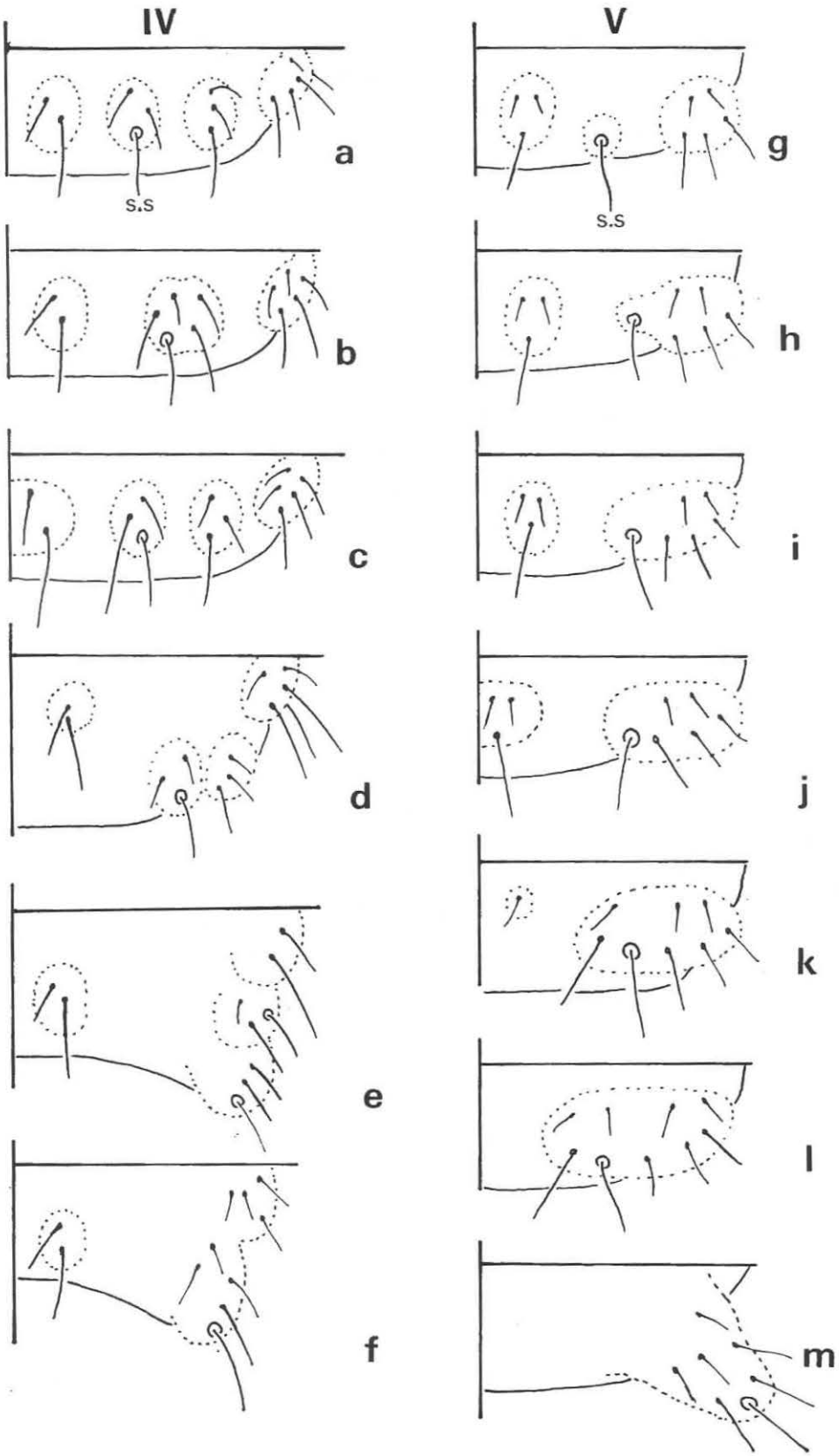
FIG. 2

(An: antennaire; Cl: clypeal; Di: dorso-interne; De: dorso-externe; Dl: dorso-latéral; L: latéral; Fr: frontal; Oc: oculaire; So: suboculaire).

Evolution des groupes de soies et des tubercules sur les tergites d'Abd. IV et V chez les Neanurinae.

Abd. IV: a, cas général (*Neanura, Vitronura...*); b, *Bilobella;* c, *Lathriopyga;* d, e, f, dans la lignée conduisant aux *Phylliomeria* et genres avoisinants.

Abd. V: g, h chez les *Lobella* et genres voisins; i, *Neanura; Protanura, Neanura* (*Deutonura*); k, l, *Adbiloba, Bilobella;* m, évolution ultime de la lignée abdilobienne. (s.s. = soie sensorielle).


IV
V
a
s.s
g
s.s
b
h
c
i
d
j
k
e
l
f
m

c - Di soudés sur la ligne médiane, séparés de l'ensemble De + Dl + L = 1 +1 central + 1.
d - Di, De, et L soudés en une seule masse de chaque côte = 1 + 1.
e - Tous les tubercules soudés en une masse transversale = 1.
f - Allongement du tergite; Abd. V > Abd. IV.

12 — *Segment abdominal VI*:

a - Non bilobé et sans tubercules.
b - Peu ou pas bilobé, ébauche de 2 tubercules centrés sur les macrochètes.
c - Bilobation nette, chaque tubercule pourvu de 7 soies qui semblent très constantes, bien visible en veu dorsale.
d - Réunion des 2 tubercules par des réticulations transversales qui masquent un peu la bilobation.
e - Tendance à la cryptopygie par migration sous Abd. V. A la limite, tubercules invisibles en vue dorsale.
f - Région tergale visible en vue dorsale (souvent soudée à Abd. V) mais migration de l'orifice anal vers l'avant, avec régression de la valve anale postérieure et soudure des valves paires, l'orifice tendant à prendre la forme d'une fente transversale.

13 — *Soudure des segments abdominaux*:

a - Tous les segments, de I à VI, nettement séparés.
b - Soudure sans cryptopygie entre V et VI.
c - Soudure entre V et VI et invagination dans le croissant formé par Abd. IV.
d - Soudure entre IV - V et VI.
e - Soudure entre III, IV, V et VI.
f - Soudure entre I, II, III, IV et V.

E) Caractères divers

Un certain nombre de caractères se sont avérés très stables dans les populations et par là même constituent de bons critères spécifiques, mais leur répartition au sein de lignées manifestement différentes les rend peu utilisables au niveau générique, et a fortiori pour un découpage d'unités taxinomiques supérieures. Ils peuvent cependant servir à préciser certaines diagnoses génériques, comme la présence de l'organe postantennaire des *Morulina*, la présence d'un dent à la griffe chez *Lathriopyga*, l'absence de la soie dorso-interne de Thorax I chez *Bilobella*. Il n'est pas impossible que certains d'entre eux puissent

servir dans l'avenir à mieux délimiter les lignées, en particulier les caractères chétotaxiques ventraux ou liés aux appendices. Mais leur utilisation est rendue très délicate du fait de la méconnaissance totale que nous en avons chez les espéces déjà décrites. Il n'est pas possible dans cet exposé d'en donner une liste exhaustive qui nous entraînerait à l'examen de nombreux cas d'espèce.

Soulignons enfin le caractère quelque peu déroutant de la chétotaxie dorsale parfois convergente dans des groupes d'espèces très éloignées par les autre caractères, ou au contraire très variable au sein d'espèces manifestement affines. Il convient d'observer la plus grande prudence dans son éventuelle utilisation pour des découpages supra-spécifiques.

DEUX EXEMPLES D'APPLICATION:

Il n'est pas dans notre but de présenter ici l'ensemble de la révision générique en cours, mais bien plutôt deux exemples précis qui illustreront la démarche retenue.

A) Le démembrement du complexe « *Neanura* » s. lato.

Au sein des espèces regroupées par Massoud dans les genres *Neanura* et *Lathriopyga* nous retrouvons en fait des espèces appartenant à des lignées fort différentes. Nous avons précisé récemment (Cassagnau 1979) les raisons qui nous font isoler les *Lathriopyga* s. str. autour du générotype *longiseta* et considérer la cryptopygie comme un critère difficile à conserver pour la séparation des taxons. Nous avons d'autre part justifié la création ou le maintien des genres *Adbiloba, Bilobella, Balkanura, Monobella, Pumilinura* dont nous rappellerons le statut dans la deuxième partie de ce paragraphe.

Dans un genre « *Neanura* » ainsi allégé, il reste un certain nombre d'espèces qui s'écartent assez peu d'un schéma structural moyen dont *Neanura muscorum* est le type. Ce que nous appellerons provisoirement le « *complexe Neanura* » montre cependant assez de variété pour pouvoir être à son tour découpé en genres autonomes sur des critères déjà pris en considération dans les tentatives antérieures de morcellement. Toutes les espèces de ce complexe ont cependant en commun les caractères suivants:

Pièces buccales réduites (mandibules de type 4 e ou f, capitulum maxillaire de type 5 c ou d). Nombre maximum de cornéules = 3 + 3. Segments abdominaux de longueur subégale, à bords parallèles. Abdomen V présentant 4 tubercules dorsaux (type 11 b) ou 3 tubercules dorsaux (type 11 c). Abdomen VI en général nettement bilobé.

La combinaison de ces caractères et de ceux liés à l'évolution des tubercules céphaliques nous conduit à séparer 4 types d'espèces regroupées dans les genres *Neanura*, *Ectonura* n. g., *Vitronura*, *Propeanura*, sans préjuger de leur origine et de leur filiation réelle, les deux derniers semblant cependant dériver de la souche lobellienne telle que nous la définirons dans un travail ultérieur.

Le premier qui attira l'attention sur la structure des tubercules céphaliques fut Yosii qui dés 1956 donne chez les formes asiatiques un schéma que nous conserverons dans ses grandes lignes: 1 clypéal, 2 antennaires, 1 frontal dans la zone interoculaire, 1 oculaire et 1 suboculaire de part et d'autre de cette zone, une rangée posterieure comprenant primitivement les tubercules classiques des segments postcéphaliques, à savoir de chaque côté: dorso-interne (Di), dorso-externe (De), dorsolatéral (Dl) et latéral (L).

En intégrant la nomenclature des soies de da Gama (1964), nous voyons que le clypéal se structure autour de F et G, l'antennaire autour de B et des soies C, D, E satellisées, le frontal autour de A et O.

Cette tuberculisation en quatre massifs interoculaires apparait progressivement à partir de formes sans tubercules nets, tous les stades intermédiaires se retrouvant dans des espéces asiatiques. C'est de loin le type d'évolution le plus répandu chez les Neanuridae d'Extrême-Orient.

Il s'oppose au type classique connu depuis longtemps en Europe où la tuberculisation se fait à partir de deux centres: tubercule clypéal avec les soies F et G, tubercule antenno-frontal impair porteur des soies A, B, C, O. les soies D et E pouvant s'intégrer à l'antenno-frontal, rarement au clypéal, ou rester à la périphérie de l'antenno-frontal. L'évolution va porter ici sur la régression de certaines soies (O en particulier) et sur la coalescence progressive des tubercules de plus en plus réticulés: clypéo-antenno-frontal puis clypéo-antenno-fronto-oculaires. La comparaison de la chétotaxie interoculaire des Neanuriens et de celle des Poduromorphes inférieurs permet de proposer les analogies suivantes (Cassagnau 1974):

O = d1
B = d2
C = d3
F = d4
G = d5
A = Sd1
E = Sd3
soie oculaire antérieure = Sd4
D = Sd5

En 1956 Yosii isole au sein du genre *Neanura* les espèce à tubercules antennaires différenciés dans le sous-genre *Propeanura*, le subgénérotype étant *Achorutes ptérothryx* Boerner 1909, auprès dunquel il place *N. mandarina* décrite en 1954.

En 1959 sans donner ses raisons il fait du taxon *Propeanura* un sous-genre de *Lobella* sans plus faire référence à la présense des tubercules antennaires mais en invoquant simplement la réduction des pièces buccales. Il place à côté de *Lobella* (*Propeanura*) *pterothryx* l'espèce *L.* (*P.*) *hirtella* dépourvue de tubercules antennaires et décrit une nouvelle espèce pourvue de tubercules antennaires sous le nom de *Bilobella singaporiensis!*

A partir de 1959 donc, le sous-genre *Propeanura* va s'enrichir d'un certain nombre d'espèces qui n'auront que peu de rapports avec la diagnose originale de 1956. En 1969 Yosii va reprendre ce caractère de l'individualisation des tubercules antennaires pour créer un nouveau sous-genre de *Neanura*, *Vitronura*, dont le type sera justement le *Neanura mandarina* placé en 1956 dans le sous-genre *Propeanura*, qui est devenu entre temps un sous-genre de *Lobella!*

Pour sortir de cette situation fort confuse, nous proposerons ici une rédéfinition de ces divers taxons érigés en genres en gardant dans la mesure du possible les noms de Yosii pour ne pas multiplier les termes. A postériori notre conception s'est révélée sous-tendue par une très forte logique biogéographique en accord avec les observations phyletiques et chorologiques développées à propos des *Neanurinae* européens (Cassagnau 1979).

Nous réserverons le nom générique de *Neanura* aux espéces dont les tubercules antennaires sont toujours associés au tubercule frontal en un seul fronto-antennaire nettement différencié, parfois soudé au clypeal et môme aux oculaires en une plaque réticulée unique quelque soit le degré de régression des soies interoculaires.
Générotype: *N. muscorum* (Templeton) 1835.

La division en sous-genres conduit à la structure développée plus bas à propos des formes européennes, à laquelle il faut ajouter un seul sous-genre non représenté en Europe: *Australonura* n. sg. (Australie, Nouvelle Calédonie, Amérique du Sud), dans lequel les tubercules dorso - internes de la rangée postérieure de la tête pourvus d'une seule soie viennent se souder sur la ligne médiane.

Le subgénérotype en est *N.* (*A.*) *grossi* d'Australie (Yosii, 1966).

Nous proposons le nouveau taxon *Ectonura* n. g. pour deux espèces très isolées morphologiquement et géographiquement, *natalensis* et *oribiensis* d'Afrique du Sud.

Ici le tubercule frontal ne s'individualise pas et les deux tubercules antennaires se soudent de façon centrifuge aux tubercules oculaires.

Le générotype en sera *Ectonura natalensis* (Womersley, 1934 sensu Coates 1968).

Nous érigerons en genre le sous-genre défini par Yosii sous le nom de *Vitronura* en 1969. Sont regroupées ici les espéces dont la zone interoculaire montre une individualisation incontestable, en plus de la zone clypéale, de trois tubercules en triangle: deux antennaires indépendants, et un frontal centré sur les soies A et o, celle-ci pouvant disparaître.

Générotype: *Vitronura mandarina* (Yosii) 1956.

Les espèces qui se placent ici sont presque toutes asiatiques, mais le genre est aussi représenté en Australie, Afrique, Amérique Centrale. La présence dans les jardins de la ville de Genève de *Vitronura giselae* (Gisin) est vraisemblablement due à une importation accidentelle. Dès 1956 Yosii soulignait la ressemblance de cette espèce avec les formes asiatiques.

La tuberculisation du type *Vitronura* n'apparait pas brusquement et de nombreuses espèces, sourtout en Asie, montrent une surélévation progressive des groupes de soies et de la chétotaxie interoculaire. Nous les regrouperons dans le genre *Propeanura* qui doit être considéré comme un stade moins évolué d'une lignée conduisant à la structure vitronurienne. Les tubercules antennaires et frontal ne coexistent jamais ici, même si la chétotaxie correspondante est en place.

Ici aussi la plupart des espèces sont asiatiques avec cependant quelques représentants en Nouvelle-Calédonie, en Afrique ou en Amérique entrale. Mais il semble que ces contingents augmenteront au fur et à mesure que nous connaitrons mieux les formes de l'hémisphère sud.

Nous proposerons comme générotype l'espèce *Propeanura ieti* Yosii 1966, la mieux définie parmi les espèces décrites d'Asie.

B) Les genres européens.

Nous reprendrons sous forme de clé de détermination la conception des genres et sous-genres européens telle que nous l'avons récemment proposée à l'occasion de l'étude des formes dinaro-balkaniques afin d'aider nos collègues dans leurs éventuelles déterminations des Neanuridae européens. Seul le genre *Paranura*, qu'il est indispensable de revoir à l'échelle mondiale, n'a pas été évoqué ici.

1 - Organe postantennaire present, formé de très nombreuses papilles.

Tubercules antennaires séparés et bien individualisés.
Morulina Boerner 1906
(Générotype: *Morulina gigantea* (Tullberg 1916)

2 - Pas d'organe postantennaire. Tubercules antennaires soudés au tubercule frontal ou soudés entre eux lorsque le tubercule frontal est réduit, parfois réunis aux tubercules clypeal et oculaires 3

3 - Abd. V allongé, plus long que le IV. Pièces buccales à maxilles styliformes. Téguments fortement réticulés.
Thaumanura Boerner 1932
(G: *Thaumanura carolii* Stach 1920)

4 - Abd. V subégal à Abd. IV 5

5 - Abd. V ayant tous les tubercules soudés par demi-tergites et prenant un aspect bilobé 7

6 - Abd. V présentant 1, 3 ou 4 tubercules 11

7 - Abd. IV avec les dorso-internes soudés sur l'axe médian. Maxilles à lamelles généralement développées, rarement réduites.
Pumilinura Cassagnau 1979
(G: *Pumilinura travei* Cassagnau-Peja 1979)

8 - Abd. IV à tubercules indépendants ou présentant une soudure des dorso-externes avec les dorso-latéraux. Pièces buccales toujours réduites. Maxille à lamelles styliformes. Téguments non ou faiblement réticulés 9

9 - Abd. VI visible en vue dorsale
Adbiloba Stach 1951
(G: *Adbiloba pauliani* Massoud 1963)

10 - Abd. VI ayant migré en position ventrale sous Abd. V. Tubercules d'Abd. V bien développés, parfois étirés et digitiformes.
Bilobella Caroli 1912
(G: *Bilobella aurantiaca* Caroli 1912)

11 - Espèces présentant à la fois la soudure en une seule masse de tous les tubercules d'Abd. V et la réunion sur la tête des tubercules clypéal, antennaires, frontal et oculaire. Téguments nettement réticulés 13

12 - Abd. V présentant 2 + 2 ou 1 + 1 tubercules par soudure des dorso-internes sur la ligne médiane. Soudure des tubercules céphaliques centraux présentant des modalités variées 15

13 - Une seule plaque transversale dans la région postérieure de la tête représentant la soudure des tubercules dorso-internes et dorso-externes sur la ligne médiane.
Monobella Cassagnau 1979
(G: *Monobella grassei* (Denis) 1923)

14 - Tubercules dorso-internes soudés aux dorso-externes à la rangée postérieure de la tête, les deux plaques ainsi formées nettement séparées dans la zone médiane.
Balkanura Cassagnau 1979
(G: *Balkanura jugoslawica* (Palissa-Zivadinovic) 1974)

15 - Espèces présentant à la fois la soudure des tubercules dorso- internes sur la ligne médiane sur Abd. IV et Abd. V, et celle de tous les tubercules centraux de la tête (clypéal, antennaires, frontal, oculaires). Pièces buccales de type réduit, rarement de type sub-broyeur à lamelles et griffe maxillaires bien développées.
Lathriopyga Caroli 1910
(G: *Lathriopyga longiseta* Caroli 1910)

16 - Espèces ne présentant pas simultanément ces caractères . . 17

17 - Mandibules puissantes à 5 - 7 dents triangulaires, avec parfois un processus latéral denticulé ou frangé. Capitulum maxillaire à griffe et lamelles nettes. Tubercules dorso-internes d'Abd. V soudés sur la ligne médiane.
Protanura Boerner 1906
(G: *Protanura pseudomuscorum* (Boerner) 1903)
Cf. Cassagnau 1979

18 - Pièces buccales de type réduit. Mandibule à 2 ou 3 dents aiguës, l'apicale parfois finement denticulée. Maxille à capitulum styliforme.
Neanura Mac Gillivray 1893
(G: *Neanura muscorum* (Templeton) 1835)

Clé de détermination des sous-genres européens

a - Abd. V avec 4 tubercules. Les dorso-internes et les dorso- externes toujours séparés à la rangé postérieure de la tête c

b - Abd. V avec 3 tubercules à la suite de la fusion des dorso-internes sur la ligne médiane . . . . . e

c - Abd. VI nettement visible en vue dorsale.
S. g. *Neanura* s. str. Mac Gillivray 1893
(type: *muscorum* (Templeton) 1835)

d - Abd. VI masqué dorsalement par Abd. V.
S. g. *Cryptonura* Cassagnau 1979
(type: *franzi* (Stach) 1951)

e - Tubercules dorso- internes et dorso-exsternes séparés à la rangée postérieure de la tête. Pas de cryptopygie nette . . . . . g

f - Tubercules dorso-internes soudés aux dorso-externes à la rangée postérieure de la tête. Tendance à la cryptopygie et à la soudure du

tubercule clypéal avec le fronto-antennaire.

S. g. *Deutonura* Cassagnau 1979

(type: *phlegraea* (Caroli) 1910 sensu da Gama 1964)

g - Hétérochétose nette. Cornéules rarement réduites. Tubercule clypéal séparé du fronto-antennaire.

S. g. *Endonura* Cassagnau 1979

(type: *tetrophthalma* (Stach) 1979)

h - Chétotaxie faite de soies courtes, subègales. Cornéules et pigment très réduits. Tégument surélevé en papilles tubulaires.

S. g. *Neanurella* Cassagnau 1968

(type: *microphthalma* Cassagnau 1968)

La phylogénie et la biogéographie des genres et sous-genres européens ont été analysées dans un travail récent auquel nous renvoyons le lecteur (Cassagnau 1979).

CONCLUSION

L'intérêt biogéographique, écologique et cytogénétique des *Neanurinae* exige que l'on se penche avec une attention particulière non seulement sur les critères pouvant servir à une meilleure définition des espèces mais aussi sur ceux débouchant sur des catégories taxinomiques supérieures qui ne soient pas trop en désaccord avec la réalité phylogénétique.

Les discordances entre classification et phylogenèse font partie de ces problèmes que l'on pose périodiquement depuis des années sans les résoudre, pour la bonne raison qu'ils sont insolubles, si l'on songe qu'ils se ramènent en fait à la recherche de discontinuités dans un « continuum »!

Il faut donc se résoudre à délimiter, parfois de façon quelque peu arbitraire, dans l'évolution continue d'un caractère, des étapes successives assez tranchées pour être utilisables à la fois dans le principe dichotomique de la systématique classique et dans la mise en évidence de nouvelles directions de la cladogenèse.

Plus le nombre de caractères invoqués sera élevé, plus on aura de chances d'aboutir à la constitution d'unités taxonomiques qui seront le reflet de la réalité phylogénétique par élimination des risques de convergence.

Le nombre de caractères dont nous disposons chez les formes primitives de *Neanurinae* est relativement faible du fait de la régression quasi générale des structures classiques des Poduromorphes, encore présentes chez les *Pseudachorutinae*, (yeux, organe postantennaire, furca...), alors que les caractères typiques du groupe ne se sont pas encore entièrement réalisés (stabilisation des groupes de soies, tubercules, ré-

ticulations...). Ceci explique la difficulté que l'on rencontre à retrouver les limites nettes des lignées dans les régions où elles s'enracinent, Afrique et Asie en particulier, alors que cette délimitation s'avère d'autant plus indispensable que les formes européennes elles-mêmes dérivent secondairement de branches orientales différentes, et que la crédibilité des études biogéographiques est évidemment liée à celle de la phylogénèse.

Les quelques exemples développés ci-dessus ne sont qu'une partie du travail entrepris à l'échelle mondiale, nos efforts portant actuellement sur le « complexe lobellien » australo-asiatique. Mais nous espérons qu'ils suffisent à attirer l'attention des systématiciens sur l'importance de certains caractères parfois négligés dans les diagnoses et qui se révèlent à l'usage comme d'excellents traceurs phylogénétiques au sein des lignées.

BIBLIOGRAPHIE

CASSAGNAU, P., 1974 — Chétotaxie et phylogénie chez les Collemboles Poduromorphes. *Pedobiologia,* 14: 300-312.

CASSAGNAU, P., 1979 — Les Collemboles Neanuridae des pays dinaro - balkaniques: leur intérêt phylogénétique et biogéographique. *Biol. Gallo-hellen.* (Sous presse).

CASSAGNAU, P. et PEJÀ, N., 1979 — Diagnoses préliminaires de quelques Neanuridae de Grèce et d'Albanie. *Biol. Gallo-helen.* (Sous presse).

COATES, T.J., 1968 — The Collembola of South Africa. I: The genus Neanura. *Jour. ent. Soc. Sth Africa.* 31: 185-195.

GAMA M.M. da, 1964 — *Colembolos de Portugal Continental.* Coimbra: 1-252.

MASSOUD, Z., 1967 — Monographie des Neanuridae, in *Biol. Ame. Australe vol. III. CNRS*: 1-399.

STACH, J., 1951 — The Apterygotan Fauna of Poland in Relation to the world Fauna of this group of Insects: Fam. Bilobidae. *Polsk. Akad. Arniej*: 1-97.

YOSII, R., 1954 — Springschwänze des Ozé-Naturschutzgebietes. *Sci. Res. Ozegahara Moor. Tokyo*: 777-830.

YOSII, R., 1956 — Monographie zur Höhlencollembolen Japans. *Contr. Biol. Labor. Kyoto Univ.* 3: 1-109.

YOSII, R., 1959 — Studies on the Collembolan Fauna of Malay and Singapore. *Contr. Biol. Labor. Kyoto Univ.* 10: 1-65.

YOSII, R., 1966 — Collembola of Himalaya. *Journ. Coll. Arts Sc. Chiba Univ.* 4: 461-531.

YOSII, R., 1976 — On some Neanurid Collembola of Southeast Asia. *Nat. Lif. South. Asia.* 7: 257-299.

YOSII, R., 1977 — Critical check List of the Japanese Species of Collembola. *Contr. Biol. Labor. Kyoto Univ.* 25: 141-170.